植 物 分 类 学 报 30 (3) : 212—218 (1992)
Acta Phytotaxonomica Sinica

古生代种子的新分类系统*

李 中 明

(中国科学院植物研究所，北京 100093)

ON THE CURRENT CLASSIFICATION SYSTEM OF PALEOZOIC SEEDS

LI ZHONG-MING

(*Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing* 100093)

Abstract This paper summarizes the history of classifications of Paleozoic seeds and revaluates the previous classification systems of Paleozoic detached seeds. The current status of studies on Paleozoic. gymnosperms: has been deteched seeds and whole fossil gymnosperms indicates that Seward's classification system for Paleozoic seeds inadequate since all the seeds of Cardiocarpales in his system are not cordaitean female reproductive organs as Seward's suggested. It is shown from investigations of whole fossil plants that the members of Cardiocarpales were derived from at least three different major groups of Paleozoic gymnosperms. Moreover, Meyen's suggestion that the gymnosperms be classified based on symmetry of seeds has been little supported since all the fossil gymnosperms have not shown structurally preserved seeds and organic attachment.

In order to relate detached seeds to whole fossil gymnosperms, the present author suggests that five families: Lagenostomaceae, Pachytestaceae, Callospermariaceae, Cryptospermaceae and Cardiocarpaceae be established for Paleozoic seeds and the Order Trigonocarpales be renamed as Pachytestales since the genus *Trigonocarpus* does not now include structurally preserved seeds. Thus, the five families may be considered either as subdivisions of the three orders of detached seeds: Lagenostomales, Pachytestales and Cardiocarpales, or as female reproductive organs of whole fossil gymnosperms of the five Permo-Carboniferous major groups: Lyginopteridales, Medullosales, Callistophytales Gigantopteridales and Cordaitales.

A Key to Paleozoic seeds is provided as follows:

* 国家自然科学基金和中国科学院古生物学和古人类学基础学科特别支持费资助项目。本文利用了中国植物化石记录数据库信息，特此表示谢意。
1989.10.20.收稿。

A. Seeds with a cupule; integument thin, simple, deeply lobed and less differentiated;nucellus united to integument up to the base of pollen chamber; pollen chamber complex ·································· Lagenostomales, Lagenostomaceae

A. Seeds without a cupule; integument thick, complex, unlobed and differentiated into several layers; nucellus free within integument except at the base; pollon chamber simple ·· B

B. Seeds radially symmetrical in shape; integumentary bundles present; nucellus bundles typical ·· Pachytestales, Pachytestaceae

B. Seeds bilaterally symmetrical in shape; integumentary bundles present or absent; nucellus bundles often untypical ································ C (Cardiocarpales)

C. Bundles absent in integument; main bundle C-shaped in transverse section with a sclerenchyma bundle ·· Cryptospermaceae

C. Bundles present in integument; main bundle not C-shaped in transverse section without a sclerenchyma bundle ··· D

D. Seeds very small with secretory cavities in integument; nucellus bundles limited in nucellus platform ······································ Callospermariaceae

D. Seeds large without secretory cavities in integument; nucellus bundles limited in nucellus platform or not ···································· Cardiocarpaceae

Key words Paleozoic; Detached seeds; Gymnosperms; New classification system; Phylogeny

摘要 本文概述了上世纪中叶以来有关古生代种子分类问题的沿革，并在总结近年来国内外有关整体化石裸子植物和离体种子研究新成果的基础上，指出当前在古生代种子分类方面的问题。

为使古生代种子的分类同当代古植物学研究协调，把对离体种子的研究同整体化石裸子植物结合起来，作者建议以 Seward 的分类系统为基础，设立五个科：瓶籽科 Lagenostomaceae 肥籽科 Pachytestaceae、靓籽科 Callospermariaceae 隐羊齿籽科 Cryptospermaceae 和心籽科 Cardiocarpaceae，并把三棱籽目 Trigonocarpales 改名为肥籽目 Pachytestales。上述五个科既可看作三个古生代种子目：瓶籽目 Lagenostomales、肥籽目和心籽目 Cardiocarpales 下设的一级分类单位，也可分别当作古生代整体化石裸子植物：皱羊齿目 Lygonopteridales、髓木目 Medullosales、靓羊齿目 Callistophytales、大羽羊齿目 Gigantopteridales 和科达目 Cordaitales 的雌性生殖器官。由于这个分类系统同整体化石植物的分类一致，因此，有助于对离体种子的系统学研究。

关键词：古生代；离体种子；裸子植物；新分类系统；系统演化

前　言

裸子植物是晚古生代植物组份中的一个重要份子。迄今的研究表明，组成石炭二叠纪裸子植物的主要份子是种子蕨和科达类，此外，还有少量原始的银杏、苏铁和松杉类植物。七十年代以来，古植物学研究在种子蕨的分类和建立裸子植物大类群的整体化石植物方面取得了很大进展。种子蕨被划分成几个目，大部分古生代裸子植物已拥有自己的

整体化石植物代表(Meyen 1987; Stewart 1951; Tayor 1965)。然而因为大部分化石都是离体植物器官,所以研究这些器官的分类,并把它们同整体植物联系起来仍是古植物学家的一项重要任务。

多数古植物学家认为生殖器官,特别是种子(胚珠),对古生代裸子植物的分类具有特别重要的意义。有的甚至主张完全按种子的形态将古生代裸子植物重新分类(Meyen 1984, 1987)。因此,探讨古生代种子特别是保存内部结构的种子的分类是古生代化石植物研究的一个重要方面。过去,我国几乎没有发现过保存结构的种子,因此在这方面没有发言权。近十多年里由于煤核研究的进展,先后报道了一些保存内部结构的种子(赵立明 1989 及附注 1 和 2)。通过对这些种子和整体化石植物的研究,借鉴七十年代以来古生代裸子植物分类方面所取得的进展,我们认为有必要对古生代种子的分类问题作一些探讨。本文将提出作者的初步看法,以供进一步商讨。

古生代种子分类的沿革

早在上世纪中叶,人们就注意到在石炭二叠纪地层中有大量种子,并开始进行古种子的研究。随着大批离体种子的发现,除按形态异同建立起一系列基本分类单位——种、属外,还需建立更高一级的分类单位,以发掘它们之间在系统学上的内在联系。

1874 年, Brongniart 研究了大批法国的种子后,提出为古生代离体种子建立二个亚科,并把它们命名为辐籽亚科 Radiospermeae 和翼籽亚科 Platyspermeae。他把横切面圆形的辐射对称种子归入前一亚科,而把横切面扁平的两侧对称种子归到后一亚科。同时认为翼籽亚科与科达类有关,而辐籽亚科与古生代以后出现的裸子植物无关。

毫无疑问,这个分类系统除命名不合法规外,分类也是不严谨的。因为事实上在这个分类系统中有许多例外。例如,苏铁类的种子既可是两侧对称的,也可为辐射对称的,而银杏和紫杉类种子偶然还具有三脊。同时在印痕和模铸化石的情况下有时甚至无法区分所发现的生殖器官是种子还是花粉囊(Stidd. 1980)。因此单纯按对称性分类各种保存形式的种子的做法是不可取的。

同其他保存形式相比,石化种子由于具内部结构,因此不仅能提供更多的分类特征,而且更可靠。这样,一些解剖特征,例如,珠被的分化情况、珠被和(或)珠心维管束的分布、珠被与珠心的关系,还有花粉室的结构等,先后被用作离体种子大类群的分类标准。1911 年, Oliver 和 Salisbury 首先根据解剖特征建立了一个独立的分类单位瓶籽目 Lagenostomales (Brongniart 1874)。

Seward (1917) 在总结上述研究的基础上,把古生代种子划分成三个目:瓶籽目、三棱籽目 Trigonocarpales 和心籽目 Cardiocarpales。在这个分类系统中虽包括一些其他保存形式的种子,但主要以解剖特征为基础,所以是一个以保存结构的石化种子为线索的分类系统。

根据 Seward 的解释和以后的研究,这三个目中,瓶籽目和三棱籽目代表辐射对称种子,而心籽目的种子是两侧对称的。在解剖方面,瓶籽目种子外有壳斗,珠被薄而不分化,在顶部分离成瓣;珠心与珠被完全融合;花粉室结构复杂;维管束仅见于珠被。三棱籽目种子外无壳斗;珠被厚而复杂,在顶部融合成明显的珠孔口,有的甚至呈喙状;珠心仅基部

与珠被融合；花粉室结构简单；维管束分布在珠被和珠心内。心籽目在解剖上与三棱籽目相似，只是种子的横切面显得扁平(Deevers 1937; Seward 1917; Stewart 1951; Talor 1965)，有的甚至具侧翼。此外，它们的维管束的分布较复杂，因而进一步被划分成几个类型(Seward 1917; Taylor and Stewart 1964)。

Seward 的另一贡献是把离体种子的分类同整体裸子植物的分类联系起来，因此他的分类具有明显的系统学意义，而不是单纯的人为分类。根据 Seward 的推测，上述三个种子目分别同当时确认的三个古生代裸子植物大类群，即现在的皱羊齿目 Lygonopteridales、髓木目 Medullosales 和科达目 Cordaitales 一致(Stewart 1951)。这个推测得到后来研究的进一步证明。锥籽属 *Conostoma*、肥籽属 *Pachytesta* 和心籽属 *Cardiocarpus* 分别被确认为皱羊齿、髓木和科达类的种子(Rothwell 1981; Stewart 1951; Stidd 1980; Taylor and Millay 1980)。这样虽有一些古植物学家坚持采用 Brongniart 的分类系统(Криштофович 1957)，但大多数赞同 Seward 的分类(Stewart 1951; Taylor 1965, 1981)。

古生代种子分类学中的新问题

七十年代以来，随整体化石裸子植物研究的进展，古植物学家越来越强烈地倾向于尽可能地把离体植物器官同整体化石植物联系起来研究。而整体化石裸子植物分类方面的变化又使得 Seward 的分类系统显得满足不了当代古植物学的研究。

早在 70 多年前，建立心籽目时，Seward 曾指出:“有足够的证据表明该目一些种子由科达植物产生，因此，作为整体，这个类群代表科达目的种子。然而有些具翼种子肯定是种子蕨产生的”。(Seward 1917)由于事实上从那时以来在一个相当长的时期里一直没有发现具心籽类种子的种子蕨，因此，Seward 的分类系统沿用了将近半个多世纪。

七十年代末，在整体化石植物研究的基础上，种子蕨被划分成几个明显不同的目，其中有一些是新建的裸子植物大类群。此外，对古生代银杏、苏铁和松杉类中的原始类型的研究也取得了相当进展(Goold & Delevoryas 1977; Meyen 1984; Rothwell 1980, 1981, 1982; Stidd 1980)。这些变化使 Seward 的分类系统显得与整体化石植物的研究脱节。特别是心籽目种子，肯定不只是科达类的雌性生殖结构。最近研究表明，除科达目外，至少还有二个目的古生代裸子植物具有心籽目种子。这两个目是靓羊齿目 Callistophytales(Rothwell 1980, 1981)和大羽羊齿目 Giganopteridales(见附注 2)。此外，还有一些类群，如舌羊齿目 Glossopteridales 和原始的松杉、银杏和苏铁类，虽它们的种子结构的细节尚不知，但很可能也类似心籽目种子。因此，Seward 的心籽目实际上是几个不同的裸子植物大类群的雌性生殖器官。这样如不重新考虑此类种子的分类问题，在实践中可能会导致一些重大错误。例如，靓籽属(赵立明 1989)和心籽属(见附注 1)。而这两类种子是完全不同的两个目的裸子植物的生殖器官(见附注 2)。

至于瓶籽目和三棱籽目的种子，尽管目前尚缺少足够的证据表明它们中的哪些不是皱羊齿和髓木类的种子，但据推测其中有一些，例如，*Lyrosperma* (Meyen 1984, 1987)、紫杉籽 *Taxospermum*、类紫杉籽 *Parataxospermum* 和肉籽 *Sarcospermum* 等可能是例外(Li, 1991, 1992)。

关于古生代种子分类的设想

鉴于上述原因，重新评价过去对古生代种子的分类并建立新的分类系统已势在必行。近年来亦已先后出现了一些新的分类设想，其中影响最大的是 Meyen 的分类系统(Meyen 1984, 1987)。1984 年以来，Meyen 先后发表了一系列论著，阐述关于裸子植物分类的设想。尽管他的把离体种子同整体裸子植物合为一体进行分类的做法正是当今古植物学家追求的目标，但是他的分类系统在一些重要方面缺少依据。例如，他认为两侧对称种子有二次起源；又如他在缺少器官连接的证据下，把 Calamopityales 当作种子植物。因此，一些古植物学家强烈反对这个分类系统(Beck 1985)。事实上，Meyen 对种子的分类是继承了 Brongniart 的思想，即试图按对称性来分类全部种子。如上所述，这种做法在很大程度上是一种人为分类。特别是对印痕化石，有时甚至无法区分某种生殖器官是种子还是花粉器官，因此，就目前而言绝不可能建立一个包括所有保存形式和全部种子的分类系统，而 Seward 的那种以保存结构的种子为线索的分类方法远比前者现实和优越。

为此，在不久前完成的博士论文中(见附注 2)，笔者曾提出根据解剖特征，特别是维管束的分布，把心籽目划分成几个不同类型。但是因为这些类型同整体裸子植物的分类并不一致，所以也还有很大人为性。

最近，考虑到上述建议的局限性，笔者认为应该设置几个科作为 Seward 所建的三个目的下一级分类单位，同时这些科又能代表古生代整体化石裸子植物雌性生殖器官。这样就把离体种子的分类同整体化石裸子植物大类群有机地统一起来了。

根据古生代裸子植物研究的现状，笔者建议设立五个科。同时，把 Seward 的三棱籽目改名为肥籽目 Pachytestales。因为 Seward 的分类系统是以解剖特征为基础建立的，虽然在他定名三棱籽目时，其典型属三棱籽属 *Trigonocarpus* 内尚包括有部分具解剖结构的种子，但在以后的研究中，这些具解剖结构的种子都被移到了肥籽属中(Talor 1965)，因此三棱籽目这个名称不如肥籽目合适了。所设的五个科分别是瓶籽科 Lagenostomaceae、肥籽科 Pachytestaceae、靓籽科 Callospermariaceae、隐羊齿籽科 Cryptospermaceae 和心籽科 Cardiocarpaceae，各科的代表属分别是锥籽属、肥籽属、靓籽属 *Callospermarion*、隐羊齿籽属 *Cryptosperma*[1] 和心籽属。这五个科同古生代离体种子目的隶属关系及与整体化石裸子植物的联系如下：

离体种子目	所设科	整体化石裸子植物目
瓶籽目——	瓶籽科————	**皱羊齿目 Lygonopteridales**
肥籽目——	肥籽科————	髓木目 Medullosales
心籽目	靓籽科 — — —	**靓羊齿目Callistophytales**
	隐羊齿籽科 — — —	**大羽羊齿目Gigantopteridales**
	心籽科 — — —	**科达目Cordaitales**

1) 此属代表隐羊齿*Cryptonoclea*的离体种子，描述可参考笔者的博士论文(见附注2)。

在这个新的分类系统中，种子的对称性虽仍作为一重要的分类特征，但不像有些分类系统所强调的那样认为这是最主要的特征。为了便于分类，我们把这个以解剖结构为主的分类系统列成一检索表。

古生代种子分类检索表

A. 种子有壳斗；珠被薄而简单，深裂瓣，分化少；珠心直至花粉室基部都与珠被融合；花粉室结构复杂 …………………………………………………………………………………… **瓶籽目，瓶籽科**

A. 种子无壳斗；珠被厚而复杂，不裂瓣，分化成几层；珠心除基部外与珠被游离；花粉室结构简单 … B

B. 种子辐射对称；具珠被维管束；珠心维管束典型 ………………………………… **肥籽目，肥籽科**

B. 种子两侧对称；具或不具珠被维管束；珠心维管束常不典型 ………………………… C(心籽目)

C. 珠被无维管束；主维管束横切面为C形且伴有厚壁组织束 ……………………… **隐羊齿籽科**

C. 珠被具维管束；主维管束横切面不为C形且无厚壁组织束 …………………………………… D

D. 种子个体极小；珠被有分泌腔；珠心维管束限于珠心台内 ………………………… **靓籽科**

D. 种子个体大；珠被中无分泌腔；珠心维管束限于珠心台内或否 ……………………… **心籽科**

显然这个分类系统中还缺少某些古生代裸子植物类群，此外还有一些在系统学上可能有意义的种子亦未作为独立类群与其他种子分开。这是考虑到有的迄今正未发现具内部结构的古生代种子，例如，原始的银杏和苏铁类；有的则因它们的描述缺少某些细节而无法同其他种子比较，又如，舌羊齿和原始松杉类(Goold & Delevaryas 1977; Rothwell 1982)。至于像 *Lyrosperma*、紫杉籽、类紫杉籽和肉籽等虽有人推测它们可能是某些裸子植物新类群的种子，但因缺少器官连接的证据，只有待进一步研究后，才有可能作出适当的分类(赵立明 1989; Meyen 1984; 1987)(见附注 2)。

不过，无论如何这个分类系统较好地消除了过去分类中的问题，也较少人为因素，因而能正确反映各类群之间的关系。例如，这里所显示的靓籽科、隐羊齿籽科和心籽科之间的关系，实际上恰好同整体化石裸子植物靓羊齿目、大羽羊齿目和科达目的关系一致(Meyen 1987; Rothwell 1981; Taylor, 1983; Stidd, 1980; Taylor, 1981; Taylor & Millay, 1980)(见附注 2)。

附注 Appendix

(1)王士俊，1987：山东、山西太原组中科达化石的植物学和生态学研究，博士论文。

(2)李中明，1988：我国煤核中的种子和大羽羊齿的初步研究，博士论文。

参 考 文 献

[1] 赵立明，1989：古生代种子——靓籽属的研究。植物学报，**31**(5)：402—407。

[2] Beck, C. B. 1985: Gymnosperm phylogeny —— A commentary on the views of S.V. Meyen. *Bot. Rev.*, **51**(3): 273—294.

[3] Brongniart, A. 1874: Etude sur les grains fossiles trourees a l'etate silicifie dans le terran bouiller de Saint-Etience. *Deuxieme Partie, C. R. Acad. Sci.* (Paris), **79**(7): 427—435. et *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 5(20): 234—265.

[4] Deevers, C. L. 1937: Structure of Palaeozoic seeds of the Trigonocarpales. *Bot. Gaz.* **98**: 572—585.

[5] Gould, R. E.& Delevoryas, T. 1977: The biology of Glossopteris: evidence from petrified seedbearing and pollenbearing organs. *Alcheringa*, **1**: 387—399.

[6] Li, Z. M. 1991: Stephamospermum of. akenioides Brongniart A. and Sarcospermum petiolulatum Z. M. Li. sp.

nov. in chinese coal balls. *Cathaya*, **3**:115—133.
[7] ———, 1992: Studies ǒn Parataxospermum taiyuanensis gen. et. sp. nov. Rev. Palaeobot. Palynol. in press.
[8] Meyen, S. V. 1984: Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record. *Bot. Rev.*, **50**:1—111.
[9] ———, 1987: Fundamention of Palaeobotany. Chapman and Hall, London, New York.
[10] Oliver, F. W. & Salisbury, E. J. 1911: On the structure and affinities of the Conostoma group of Palaeozoic seeds. *Ann. Bot.* **25**: 1—10.
[11] Rothwell, G. W. 1980: The Callistophytaceae (Pteridospermopsida) 2. reproductive features. *Palaeontograhica, Abt. B* **173**: 86—106.
[12] ———, 1981: The Callistophytales (Pteridospermopsida); reproductively sophosticated Paleozoic gymnosperms. *Rew. Palaeobot. Palynol.*, **32**: 103—121.
[13] ———, 1982: New interpretations of the earliest conifers. *Rew. Palaeobot. Palynol*, **37**: 7—28.
[14] Seward, A. C. 1917: Fossil Plants. Vol 3. Cambridge University Press, Cambridge, San Francisco.
[15] Stewart, W. H. 1951: A new Pachytesta from the Berryville locality of southeasten Illinois. *Amer. Midl. Nat*, **46**: 717—724.
[16] ———, 1983: Palaeobotany and evolution of plants. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
[17] Stidd B. M. 1980: The current status of medullosan seed fern. *Rew. Palaeobot. Palynal*, **32**: 1—27.
[18] Taylor, T. N. 1965: Palaeozoic seed studies: A monogragh of the American species of Pachytesta. *Palaeontographica, Abt. B* **117**: 1—46.
[19] ———, 1981: Paleobotany: An introduction to fossil plant biology. McGraw-Hill, New York.
[20] Taylor, T. N. & Millay M. A. 1980: Morphologic variablity of Pennsylvanian lyginopterid seed ferns. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **32**: 27—62.
[21] Taylor, T. N. & Stewart, W. N. 1964: The Paleozoic seed Mitrospermum in American coal balls. *Palaeontographica, Abt. B* **115**: 51—58.
[22] Криштохович, А. Н., 1957: Палёоботаника. Гостоптёиздат. Лёнинград. 257—261.